

Expédition Rumphius II (1975)
Crustacés parasites, commensaux, etc.
(Th. Monod et R. Serène, éd.)

I. Introduction

par Théodore MONOD *

Les participants étrangers, à l'expédition Rumphius II aux Moluques, ayant été sollicités d'indiquer le thème de leur programme, j'avais pensé qu'une attention particulière méritait d'être apportée aux associations relevant, chez les Crustacés, de l'inquilinisme, du commensalisme ou du parasitisme.

Ces termes souvent utilisés sont-ils adéquats ? Le problème se pose et mérite de se voir évoqué avant de conclure.

Le parasitisme, pour CAULLERY (1922 : 13), est « la condition de vie normale et nécessaire d'un organisme qui se nourrit aux dépens d'un autre — appelé l'hôte — sans le détruire, comme le fait le prédateur à l'égard de sa proie ».

Pour PEARSE (1938 : 195), le parasite est une plante ou un animal « intimately associated with another (host) organism and injuring it ». Mais le parasite se nourrit-il nécessairement *aux dépens de son hôte* (helminthes du contenu intestinal) ? Et ne peut-il le « détruire » quand, en fait, il le tue ? Mais d'autre part doit-il, toujours, le léser (« injuring it ») ? Bien des parasites sont inoffensifs : qui de nous sait seulement qu'il est l'hôte de nombreux *Demodex* ?

Si les Rhizoeéphales, les Cymothoadiens ou les Bopyriens sont indiscutablement des parasites, bien d'autres cas restent moins nets. Un Cirripède Balanomorphe, même immergé dans le squelette calcaire d'un Madrépore ou dans les tissus d'une Éponge est-il un parasite, un commensal d'un type particulier, sessile et plus ou moins interne, ou un inquilin ? En fait la relation Cirripède/hôte semblant n'être que *spatiale*, et non *trophique*, e'est à l'inquilinisme que l'on songera.

Pour CAULLERY (1922 : 15), le commensalisme serait une « association régulière entre deux espèces déterminées, se retrouvant d'une façon constante, dans des localités très éloignées les unes des autres ». En quoi cet éloignement géographique caractérise-t-il le commensalisme ? Deux espèces plus ou moins localisées et endémiques ne peuvent-elles répondre parfaitement à la définition du commensalisme ? Par ailleurs, et ceci est plus important, il semble que le commensalisme vrai implique une relation trophique définie entre un « commensal » et un hôte, le premier bénéficiant pour son alimentation de matériaux fournis par l'activité propre du second : des exemples typiques seraient ceux de *Pagurus bernhardus* et de sa *Sagartia* ou de *Nereilepas fucata* et de son Pagure.

* *Laboratoire de Dynamique des Populations aquatiques, Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.*

POUR PEARSE (1938 : 195), le rapport alimentaire n'apparaît pas dans la définition du commensal, qui est simplement « an organism living with an host but neither injuring nor benefiting it », ce qui serait d'ailleurs plutôt la définition de l'inquilinisme, au moins *lato sensu*.

Ce type d'association comporte évidemment des degrés, depuis les cas plus « lâches » des *Naucrates* ou des Rémoires jusqu'à ceux où l'association avec son hôte est devenue obligatoire pour un commensal, le contraire n'étant pas vrai, c'est-à-dire que l'hôte (p. ex. *Stoichactis*, *Protoreaster* ou *Luidia*, etc.) peut, lui, vivre sans ses Crevettes, comme Éponge et Coraux peuvent vivre sans leurs Cirripèdes, leurs Mollusques, leurs Polychètes, etc.

Mais, bien entendu, on ne devrait, *stricto sensu*, ne parler de commensalisme que là où une relation de nature trophique a pu être constatée : or celle-ci ne doit pas exister pour les Cirripèdes, les Bivalves, les Malacostracés « filtreurs » planctonophages, etc. Que sait-on du régime alimentaire des Polychètes, des Siponcles, des Gastéropodes, etc., associés aux Coraux ?

Aussi comprend-t-on la prudence de ceux qui, en l'absence de données biologiques précises sur la nature des relations d'un organisme avec son hôte, préfèrent s'en tenir à un terme neutre, *consors* (*consortes*) pour PEARSE (1938 : 195) ou « associé » pour HIPEAU-JACQUOTTE (1974 : 362).

S'il ne s'agit bien, d'ailleurs, que d'évoquer une juxtaposition sans préjuger de la nature du lien qui peut provoquer ou permettre l'association, on se demandera si « *consors* » et « associé » ne seraient pas de simples synonymes de « synoïque ».

Enfin, à côté des commensaux proprement dits, identifiés ou supposés, on observe nombre d'espèces qui ne demandent à leur « hôte » qu'un refuge, en fait le substrat anfractueux dans les cavités et les fentes duquel ils trouveront un abri : bien des espèces de Poissons sont elles-mêmes dans ce cas et s'échappent du corail quand on divise celui-ci. En apparence à tout le moins, aucun lien biologique particulier n'unit l'utilisateur à son habitat et, d'ailleurs, le corail mort n'est peut-être pas moins habité que le corail vivant, encore que certains genres (p. ex. *Trapezia* et *Tetralia*) semblent bien liés à ce dernier.

Je pense que l'on peut utiliser pour désigner ce type d'association particulièrement lâche, le terme d'inquilinisme, malgré la lettre de certaines définitions. Pour CAULLERY (1922 : 57), il s'agit d'une association « où l'un des animaux vit à l'intérieur de l'autre, sans cependant se nourrir vraiment à ses dépens, mais y trouvant un abri et détournant à son profit des substances nutritives captées par son partenaire ».

La définition est discutable puisqu'elle implique un type de relation, trophique, relevant en fait du commensalisme. BRIAN (1931 : 16) propose d'ailleurs « di comprendere nel nome piu generale di *inquilini* non solo gli animali che prendono allogio sopra altri senza usufruire della loro mensa, ma anche gli epocumeni, i commigratori, gli epibionti, gli endobionti, ecc. ». Quant à HUSSON (1970 : 151) il définit l'inquilinisme comme le « mode d'association d'un organisme avec un autre dans lequel le premier dit « inquilin » ne demande au second ou « hôte » qu'un abri sans prélever à ses dépens aucun aliment ».

Les deux dernières définitions me paraissent assez larges et assez générales pour autoriser à classer parmi les inquilins toute cette faune associée au corail par la recherche (souvent temporaire : p. ex. Poissons) ou l'occupation d'un refuge au sein d'un habitat protecteur anfractueux.

D'ailleurs, quand EMERY (1880 : 11) emploie — semble-t-il pour la première fois —

le terme d'*inquilino*¹, il use d'un terme usuel signifiant tout simplement, après le latin « *inquilinus* » : locataire.

Il faut peut-être rappeler ici qu'il n'existe pas de consensus général sur le sens de certains termes pourtant d'emploi très courant.

Le mot « symbiose », par exemple, couvre à la fois, pour CHENG (1967) : le « mutualisme » (en fait la « symbiose » au sens usuel du mot, p. ex. l'association Zooxanthelles-Invertébrés) — le « commensalisme » — la « phorésie », catégorie à laquelle on sera peut-être surpris d'apprendre qu'appartient le *Fierasfer*.

Reprenons les définitions de CHENG, intéressantes par le souci qu'elles dénotent de tenir compte de la composante fonctionnelle, physiologique des divers modes d'association.

1. Le « mutualisme » serait (p. 6) « an intimate relationship during which both the mutualist and the host are metabolically dependent on each other » (ex. : Zooxanthelles). C'est exactement ce que nous appelons en général « symbiose », le symbiote étant (PEARSE, 1938 : 195) « an organism living with an host which it benefits and from which it receives benefit in return ».

2. Le « commensalisme » (p. 6) caractérise une « more or less intimate relationship during which the commensal generally derives physical shelter from the host, is nourished on foods that are associated but not a part of the host, and is not metabolically dependent on the host ». Exemple cité : *Eupagurus/Adamsia*.

3. La « phorésie » (p. 7) serait « a loose and non obligatory [relationship] during which one organism, the host, merely provides shelter, support, or transport for the other. Metabolic dependency is not involved » ; les épizoaires se placeraient ici ; la catégorie « inquilinisme » est inutile. Exemple donné : le *Fierasfer*.

Il est évident que cette nomenclature peut soulever quelques objections :

1. Classer parmi les « symbioses » des cas aussi divers que celui des Zooxanthelles, de l'association Pagure/Actinie et du *Fierasfer* exigerait une extension considérable de la signification du mot « symbiose », ce dernier devenant un simple synonyme d'« association ». Il est vrai cependant qu'étymologiquement tout au moins une très large acception du terme « symbiose » demeure légitime.

2. Appeler « mutualisme » le cas des Zooxanthelles reviendrait à admettre : « mutualisme » = « symbiose » (au sens habituel du mot), ce qui peut paraître discutable à ceux du moins qui emploient le mot « symbiose » au sens limité du terme.

3. Étendre la notion de « phorésie » à tous les cas où l'hôte fournit « shelter, support, or transport » modifie gravement le sens original du mot, alors qu'on n'a pas le droit de prendre un terme défini, et bien défini, par son créateur pour lui en attribuer un autre tout différent. Le mot de « phorésie » a été forgé par P. LESNE en 1896 (p. 164) pour désigner « l'ensemble des phénomènes de transport proprement dits, c'est-à-dire ceux dans lesquels l'animal transporté se sert du porteur uniquement comme d'un véhicule ».

CHOPARD (1965) s'inspire de CAULLERY en distinguant : « *phorésie* » — « *inquilinisme* » (p. 1745-1746) : « association de deux animaux de taille différente, dont le plus petit vit à l'intérieur d'une cavité naturelle de l'autre, communiquant avec le milieu ambiant »², cas

1. « Il nostro *Fierasfer acus* non potrebbe quindi dirsi veramente parassita, nè pure commensale o mutualista, secondo il significato dato a queste parole dal van Beneden, e lo stesso varrà pure delle altre specie del genere. Volendo definire questo rapporto con una parola, io direi il *Fierasfer* « inquilino » dell'oloturria ».

2. L'Oxyure est-il inquilin, commensal ou parasite ?

du *Fierasfer* et du Pinnothère qui vivraient dans la Moule « sans prélever de nourriture sur son hôte » — « *commensalisme* » : « forme d'association où des animaux vivent en étroite communauté, ne semblant pas avoir de réactions marquées entre eux » (p. 1746), définition qui reste spatiale et ne fait aucune allusion à la relation trophique impliquée par l'étymologie elle-même — « *symbiose* » : association « où il semble y avoir échange de substances indispensables entre les deux partenaires » (p. 1749), cas des Zooxanthelles et Zoochlorelles, des Flagellés des Termites ou des Ruminants — enfin, « *parasitisme* ».

NOBLE & NOBLE (1964) ont essayé à leur tour de classer tant bien que mal les principaux types d'associations. Acceptant le terme « symbiose » au sens le plus large comme couvrant l'ensemble des cas à prévoir, ils subdivisent la « symbiose » en :

1. *commensalisme*, « where two species associate in a manner which benefits one but not the other » (p. 10), avec des aspects divers : « commensalisme externe » (= épizoaires), « phorésie », « inquilinisme », entendu au sens restreint : « when one species lives within another but without feeding entirely at its expense » (p. 12), « symphilisme » (p. 13 : « housing of a commensal but not within the body », p. ex. *Nereilepas* et *Pagurus*) ;

2. *parasitisme* ;

3. *mutualisme* (« symbiose » des zoologistes français et britanniques, comme des botanistes).

Inspiré peut-être par la « Parasitology » de NOBLE, PATTON (1967 : 1228) adopte un schéma tripartite :

1. *parasitisme* : « an association in which the symbiont derives its source of energy from host tissues either by feeding on them or by absorbing from them » ;

2. *commensalisme* : « all other associations in which the symbiont does not obtain its energy source from living host tissues » ;

3. *mutualisme* : « any symbiotic association, be it commensal or parasitic, in which the host is benefited » ; cette dernière définition ne semble pas très claire, car on ne voit pas bien comment l'hôte d'un parasite pourrait « bénéficier » de la présence de ce dernier.

Il faut cependant remonter à l'origine des termes en cause.

Le mot « symbiose » apparaît, sous la plume d'un botaniste, A. DE BARY, le 16 septembre 1878 (p. 121), pour désigner la « Zusammenleben [ou, p. 122 : « Genossenschaft »] ungleichnamiger Organismen ». Il n'est pas douteux que le créateur du terme l'emploie d'emblée au sens le plus large et ne le limite nullement à la classique symbiose lichénique : il y place en effet le parasitisme, le « mutualisme », le « commensalisme » des « Mitessende », les associations de type *Anabaena/Azolla* ou *Nostoc/Cycas*, et, bien entendu, le « Liehenismus ».

Dès 1883, Oskar HERTWIG adoptait la très large définition de DE BARY, qualifiant la symbiose (1883 : 2) de « gesetzmässige Zusammenleben von ungleiche Organismen, d. h. von Organismen, welche verschiedenen Arten, meist sogar verschiedenen Abtheilungen des Thier- und Pflanzenreichs angehören ». Il est évident que l'on peut dès lors tenir pour symbiose de très nombreux degrés d'associations : le parasitisme sera donc, pour HERTWIG, une forme de symbiose, et un second type (1883 : 4) sera celui « in welcher das Zusammenleben zweier Geschöpfe auf eine vollen Gegenseitigkeit beruht » et ce « Mutualismus » pourra dès lors comprendre tout ce qui n'est pas parasitisme proprement dit, du cas des Zooxanthelles à celui du commensalisme de type *Pagure/Aetinie*.

Dans ces conditions, force semble bien de donner raison aux auteurs d'Outre-Atlan-

tique, quand ils acceptent une très large acception de la symbiose, terme recouvrant en fait tous les types d'associations.

Mais comme il faut, tout de même, utiliser quelque type de classification, même imparfaite, on résumerait volontiers de la façon suivante celle qui semble pouvoir être appliquée aux Crustacés « associés » de l'expédition Rumphius II.

On notera d'abord que les mots d'« association » et d'« associés » couvrent tous les cas, du parasitisme à l'inquilinisme, à l'épibiose et même à la phorésie qui est une association temporaire.

Bien entendu, la définition de ces quatre types de liaison demeure peu précise et certains cas demeurent difficiles ou impossibles à classer. Une fois de plus, force nous sera de reconnaître que nos classifications demeurent largement subjectives et arbitraires, nos découpages s'appliquant en fait à une réalité constituant un continuum, à l'intérieur duquel on ne devra pas être surpris de découvrir des transitions, des intermédiaires, des cas inclusibles.

À la réflexion, il me semble que la riche diversité des cas concrets d'associations peut trouver place dans une classification admettant cinq catégories principales, et dont le schéma pourrait être le suivant.

SYMBIOSE (adj. : symbiotique)

= SYNOÉCIE (adj. : synoïque)

I. ÉPIBIOSE¹ (s. : épibionte, adj. : épibiotique)

Relation simple, hôte/support.

A. Épizoïsme (s. : épizoaire, adj. : épizoïque).

1. Épizoaires sessiles, fixés, permanents

Ex.² : Cirripède Balanomorphe sur Stomatopode.

2. Épizoaires vagiles, libres, temporaires = phorésie (s. et adj. : phorétique). Nombreux cas chez les Insectes et les Acariens.

a — Phorésie larvaire, cyclique. Existe-t-il des exemples marins ?

b — Phorésie de l'adulte, acyclique (occasionnelle). Pas de cas de Crustacé à mentionner, mais *Echeneis naucrates* pourrait trouver place ici, encore que son cas soit complexe et confine au commensalisme ; quant aux Isopodes temporairement fixés sur des Poissons (Aegidés, Cirolanidés, pranzes de Gnathidés, etc.), ce ne sont pas des phorétiques mais des prédateurs, sinon des ectoparasites temporaires.

B. Épiphytisme.

II. INQUILINISME (s. et adj. : inquilin)

Relation simple, habitant/abri. Ex. : le milieu corallien anfractueux est particulièrement riche en Crustacés inquilins, Isopodes, Amphipodes, Porcellanidés, Galathéidés, Crevettes (Alphéidés, etc.), Brachyours (*Pilumnus*, etc.).

III. COMMENSALISME (s. et adj. : commensal)

Relation bilatérale complexe, commensal/hôte, bénéfique au premier. Ex. : Galathéidés/ Crinoïdes ; Alphéidés/Éponges, Coraux, Crinoïdes ; Pontoninés/Actinies, Coraux, Échinodermes ;

1. On prendra conscience de l'extraordinaire richesse des épibioses microscopiques (bactéries, diatomées, etc.) en feuilletant le remarquable ouvrage de JOHN MC NEILL SIEBURTH, *Microbial Seascapes. A Pictorial Essay on Marine Microorganisms and their Environments*, University Park Press, Baltimore-London-Tokyo, 1975, n. p., 194 pl.

2. Je ne cite, à dessein, que des exemples indonésiens et ne concernant que les Crustacés.

Brachyours/Coraux (*Trapezia*, *Tetralia*) ; de nombreux cas sont incertains : les Cirripèdes Balanomorphes immergés dans les Coraux ou les Éponges sont-ils commensaux ou parasites, ou ni l'un ni l'autre (épizoaires enfoncés dans leur support ?) ; les Crustacés provoquant la naissance de galles coralliennes sont-ils encore commensaux ou déjà parasites ?

IV. MUTUALISME (= symbiose *sensu stricto*)

Relation bilatérale complexe, partenaire A/partenaire B. Ex. : je n'en vois pas chez les Crustacés indonésiens.

V. PARASITISME (s. et ad. : parasite)

Relation bilatérale complexe, parasite/hôte, préjudiciable au second. Ex. : Rhizocéphales/Décapodes, Isopodes Cymothoadiens/Poissons, Isopodes Epicarides/Décapodes.

Revenons sur les divers termes de l'énumération précédente.

I. ÉPIBIOSE

Un épibionte est tout simplement un organisme, fixé ou non, habitant la surface d'un substrat (vivant ou non, bien entendu).

La notion d'association apparaît ici avec l'épizoaire ou l'épiphyte. Mais la liaison reste purement spatiale avec le cas des épizoaires fixés sur un autre organisme mais pouvant se rencontrer aussi sur des substrats inorganiques : c'est le cas de la faunule pouvant envahir le tégument d'un *Carcinus moenas* empêché de muer par une Sacculine et comportant : Balanes, Bryozoaires et Polychètes tubicoles (cf. MONOD, 1931, fig. 1-4) ; c'est aussi le cas des *Balanus tintinnabulum* et *trigonus* cités le premier sur *Dardanus arrosor* et le second sur *Dardanus sculptipes*, *Puguristes barbatus* et *Panulirus regius* ou le *Balanus amphitrite* que j'ai figuré fixé sur un Isopode, *Sphueroma walkeri* (MONOD, 1933, fig. 5) ; j'ai publié en 1933 une liste des hôtes et supports de Cirripèdes Thoraciques, du Protozoaire à l'Oiseau¹ et au Mammifère.

Mais quand l'épizoaire ne se trouve plus que sur des organismes vagiles, et sur certaines espèces seulement, il s'agira déjà d'une association véritable, mais de quel type ? La question est d'autant plus difficile à résoudre que les frontières épibiose-commensalisme-parasitisme restent souvent très indécises. Prenons le cas des seuls Cirripèdes. Si un Balane sur le telson d'une Squille est un simple épibionte (épizoaire), les *Octolasmis* fixés sur l'épipodite du Mxp 3 d'un *Scyllu serratu* ou les *Conchoderma auritum* sur la dent d'un *Ziphius cavirostris* témoignent d'un degré déjà supérieur d'association, mais s'agit-il d'un commensalisme biologiquement défini ? Par contre dès que l'épizoaire, ne se contentant plus d'un attachement tout superficiel, envoie des racines dans les tissus de son support, on devra sans doute parler d'ectoparasitisme, cas, semble-t-il, des Cirripèdes *Anelasma*, *Xenobalanus*, *Coronula*, etc.

1. Depuis cette publication, un troisième cas a été décrit, celui d'un *Lepas* fixé sur les plumes caudales du manchot *Eudyptes cristatus* [Austin ROBERTS, *Trans. Austr. Mus.*, 1948-1951, 21 (Part I) (1948) : 56]. Il faut signaler aussi le cas intéressant d'un Balane fixé sur le test d'un Oursin irrégulier vivant, remarquable par le fait que si le Cirripède bénéficie de sa fixation épizoïque, il cause un certain dommage à l'Oursin (test corrodé, destruction de branchies ambulacraires, obturation du madréporite et des pores génitaux), si bien que l'on hésitera presque à voir ici un simple cas d'épizoïsme inoffensif (GILTAU, 1934).

II. INQUILINISME

Si l'on accepte la définition de BRIAN (1931), on placera ici le cas des organismes libres, non fixés, qui ne demandent à leur hôte qu'un logement. Dans le récif, les espèces inquilines seront celles qui ne se rencontrent au contact du corail que pour des raisons de congruence morphologique de la part du substrat ou support, en fait ici de nature branchue, anfractueuse ou caverneuse. Il s'agit d'un habitat-refuge, d'un habitat-cache. L'inquiline, ici, ne fera sans doute pas de différence entre un corail vivant et un corail mort, et pourra se trouver dans un objet alvéolaire ou anfractueux quelconque.

Le cas des Poissons est ici exemplaire, exemple typique d'espèces ne cherchant le plus souvent dans le corail qu'un simple et temporaire abri.

Voici quelques espèces notées, souvent d'ailleurs jeunes qui, ayant grandi, abandonnent la protection du Madrépore¹.

1. Marsegu Island, à l'ouest de Seram (18.I.1975) : *Uropterygius* sp. (Muraenidae); *Pseudogramma polyacanthus* Blkr (Polygrammidae); *Plesiops* sp. et *Pseudoplesiops* sp. (Plesiopidae); *Apogon* sp. (Apogonidae); *Chromis caeruleus* (Cuvier) (Pomacentridae); *Pseudocheilinus hexataenia* Blkr (Labridae).

2. Gorong Island, à l'est de Seram (25/27.I.1975) : *Anarchias* sp. (Muraenidae); *Lepidichthys* sp. (Gobiesocidae); *Scorpaena* sp. (Scorpaenidae); *Pseudogramma polyacanthus* Blkr (Polygrammidae); *Pomacentrus pavo* Bloch; *Chromis margaritifer* Fowler; *Dascyllus trimaculatus* (Rüppell) (Pomacentridae); *Rhinacanthus verrucosus* (Linné) (Balistidae).

3. Banda Neira (29.I.1975) : *Holocentrus (Adioryx) caudimaculatus* Rüppell (Holo-centridae); *Scorpaenodes* sp. (Scorpaenidae); *Pseudochromis* sp. (Pseudochromidae); *Plesiops* sp. (Plesiopidae); *Dischistodus chrysopoecilus* Blkr, *Dascyllus trimaculatus* (Rüppell), *D. reticulatus* (Richardson), *D. melanurus* Blkr, *Pomacentrus taeniometopon* Blkr (Pomacentridae); *Rhinacanthus verrucosus* (Linné) (Balistidae).

III. COMMENSALISME

On ne devrait, en réalité, parler de « commensal » que là où le lien est à la fois spatial et trophique (*Trapezia*, Pontoniinae : *Anchistus custos*, *Paranchistus ornatus*, *Conchodytes biunguiculatus*, etc., Pinnotheridae, etc.). Mais le lien trophique peut présenter des aspects divers : tantôt le commensal prélève sa nourriture sur celle de l'hôte (eommensalisme *stricto sensu*), tantôt il l'emprunte à l'hôte ; c'est alors le cas des *Trapezia* sur les *Pocillopora*, des *Tetralia* sur les *Acropora*, des Pontoniinae dans les *Pinna*, des Pinnotheridés dans les Bivalves, etc. L'aliment prélevé est ici du mucus, raclé à la surface du coenenchyme du Madrépore ou des branchies des Mollusques, avec des appendices aux extrémités distales spécialisées (dactyles à « food brush » et à « food comb » des Trapezidés : cf. KNUDSEN, 1967). Pour KNUDSEN, ces Brachyourses seraient des « ectoparasites obligatoires » mais on hésitera sans doute à considérer comme « parasites » des organismes qui ne lésent en rien

1. Identification par G. R. ALLEN et J. E. RANDALL.

leur hôte et ne récoltent qu'une sécrétion de ce dernier. Ceci dit, ce comportement inoffensif peut passer, dans un cas voisin, celui du Crabe *Zebrida adamsii* White, commensal d'Oursin, à la prédation puisqu'il se nourrit de pédicellaires et de la musculature basale des piquants de l'hôte (GORDON, 1967 : 43-44).

C'est dire que la limite entre commensalisme et prédation restera indéfinie : on cite en effet, encore : un Cirripède (*Pyrgoma monticulariae* Gray, 1831) qui broute le corail (ROSS & NEWMAN, 1969) et discutablement qualifié de « parasite » par ces auteurs, et une Polychète, *Hermodice carunculata* (Pallas) qui en fait autant (MARSDEN, 1962).

Le cas des Pinnothères montre bien la difficulté qui s'attache à une définition précise de leur comportement. La nourriture de ces Brachyours est essentiellement empruntée aux éléments microscopiques filtrés par l'hôte et enrobés dans des filaments muqueux¹ (ORTON, 1920; STAUBER, 1945; MACGINITIE & MACGINITIE, 1949; MARSHALL & ORR, 1960; SILAS & ALAGARSWAMI, 1967); les lésions provoquées sur les branchies du Mollusque par les dactyles crochus et acérés du Crabe peuvent être séricuses; mais peut-on pour autant, avec ORTON (1920) et STAUBER (1945), qualifier le Pinnothère de « parasite » ?

IV. MUTUALISME (symbiose *auct. mult.*)

Pour mémoire.

V. PARASITISME

Pour mémoire.

On ne doit se faire aucune illusion sur la précision de la classification proposée : tous les intermédiaires existent entre les différents termes et, de plus, une connaissance plus poussée de la biologie des espèces associées sera souvent nécessaire pour séparer commensaux, inquilins, prédateurs, etc.².

Bien entendu une analyse biologique de l'écosystème corallien ne saurait se limiter à la considération des Madrépores, de nombreux autres organismes pouvant y accueillir également des « associés » de types divers; Mollusques et Échinodermes ont leurs commensaux et les Éponges constituent à elles seules un habitat richement colonisé (PEARSE, 1932 et 1950; ANDT, 1933; FISHELSON, 1966; LONG, 1968; TYLER & BÖHLKE, 1972); ces derniers auteurs répartissent de la façon suivante les Poissons habitant les Éponges dans la région caraïbe :

1. *Habitants obligatoires*
 - a — morphologiquement spécialisés (*Evermannichthys* spp., *Pariah scotius*, *Risor ruber*);
 - b — morphologiquement non spécialisés (*Phaeoptyx xenus*, *Gobiosoma* spp.).
2. *Habitants facultatifs* (*Gobiosoma* spp.).
3. *Habitants « fortuits »* (Gobiüdes, Clinidés, Pomacentridés, Xénocongridé, Labridé, Gobiosocidés, Scorpaenidé, Apogonidés).

1. On a parfois attribué aux Pinnothères la pratique du « filter-feeding », mais celle-ci a-t-elle été effectivement constatée ? On ne voit guère quels appendices pourraient se trouver ici en cause.

2. On espère pouvoir, quand les collections de l'expédition Rumphius II auront été identifiées, présenter un essai de répartition des espèces dans les groupes principaux retenus ici pour les Crustacés : E (épi-biontes), I (inquilins), C (commensaux), P (parasites).

Il y a donc ici toute une gamme de types de liaison, le n° 1 *a* et *b* concernant des commensaux, les n°s 2 et 3 de simples inquilins.

Dans quelle mesure la faunule des Éponges fait-elle partie de la biocénose récifale ? La question se pose, au moins dans le cas d'éponges pouvant se trouver à la fois associées au récif lui-même ou en dehors de ce dernier. Là encore, d'ailleurs, il faudra se garder d'être trop précis et trop dogmatique, constante tentation pour l'observateur, mais sans cesse démentie par la réalité.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARNDT, Walther, 1933. — Die biologischen Beziehungen zwischen Schwammen und Krebsen. *Mitt. zool. Mus. Berl.*, **19** : 221-305.
- Travail très important.
- BARY, A. DE, 1878. — Ueber Symbiose. *Tageblatt der 51. Versamml. Deutsch. Naturforsch. und Aerzte*, Cassel, nr 5, 16 sept. 1878 : 121-126.
- Le mot « Symbiose » apparaît p. 121 (et p. 75 dans l'amorce de l'exposé, qui a eu lieu le 14 septembre 1878). Je dois à l'amabilité du Pr. Paul JAEGER d'avoir pu consulter cette publication.
- BRIAN, Alessandro, 1931. — Il parassitismo fra gli animali marini. Genova, 239 p., 96 fig.
- BRUCE, A. J., 1975. — Coral reef shrimps and their colour patterns. *Endeavour*, **34** (121) : 23-27, phot. coul. 1-16.
- 1975. — Les crevettes des récifs coralliens et leurs couleurs. *Endeavour*, éd. fr., **34** (121) : 23-27, 16 phot. coul. (Trad. fr. de l'article précédent.)
- 1976. — Shrimp and prawns of coral reefs, with special reference to commensalism : 37-94, fig. 1-21. In : O. A. Jones & R. Endean, éd., *Biology and Geology of Coral Reefs*, vol. 3 (Biology 2), Academic Press.
- CAULLERY, Maurice, 1922. — Le parasitisme et la symbiose. Paris, 399 p., 53 fig.
- CHENG, Thomas C., 1967. — Marine Mollusks as hosts for symbioses... *Adv. marine Biol.*, **5** : VII-XIII et 1-424, 223 fig., XVIII tabl.
- CHOPARD, Lucien, 1965. — Le parasitisme. In : J. Rostand et A. Tétay, éd., *Encyclopédie de la Pléiade, Biologie* : 1743-1816, fig. 1-58. Paris.
- DALES, R. Phillips, 1957. — Interrelations of Organisms. A. Commensalism. In : *Treatise on marine ecology and paleoecology*, I, Ecology. Geol. Soc. America, Mém. 67 : 391-412, fig. 1-9.
- DAVIS, William, P., & Daniel M. COHEN, 1969. — A gobiid fish and a palaemonid shrimp living on an antipatharian sea-whip in the tropical Pacific. *Bull. mar. Sci. Gulf. Caribb.*, **18** (4) 1968 [1969] : 749-761, fig. 1-6.
- DOLLFUS, R.-Ph., 1946. — Parasites (animaux et végétaux) des Helminthes. Paris, VIII + 482 p., 373 fig.
- FISHELSON, Lev, 1966. — *Spirastrella inconstans* Dendy (Porifera) as an ecological niche in the littoral zone of the Dahlak Archipelago (Eritrea). *Bull. Sea Fish. Res. Stn Israel*, **41** : 17-25, fig. 1-5.
- FRICKE, Hans W., 1973. — Mer de coraux. Trad. fr., Paris, 219 p., 150 phot. coul.
- GARTH, J. S., 1964. — The Crustacea Decapoda (Brachyura and Anomura) of Eniwetok, Marshall Islands with special reference to the obligate commensals of branching corals. *Micronesica*, **1** (1, 2) : 137-144.
- 1973. — On the occurrence in the Eastern Tropical Pacific of Indo-West Pacific Decapod Crustaceans commensal with reef-building corals. *Proc. Second Int. Coral Reef Symp.* 1, Brisbane 1973, oct. 1974 : 397-404.

- GILTAY, Louis, 1934. — Note sur l'association de *Balanus concavus pacificus* Pilsbry (Cirripède) et *Dendroaster excentricus* (Eschscholtz) (Echinoderme). *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, **10** (5) : 1-7, fig. 1-4.
- GISLÉN, Torsten, 1929-1930. — Epibioses of the Gullmar Fjord. A study in marine sociology. Kristian. zool. Station 1877-1927, N : r 3, 1929 : 1-123, fig. 1-14 et N : r 4, 1930 : 1-380, fig. 1-3, 6 pl., 1 carte h.-t.
- GORDON, Isabella, 1967. — Crustacea — General considerations. In : C.S.A. Specialist Meeting on Crustaceans/Réunion de spécialistes C.S.A. sur les Crustacés. Zanzibar, 19-26 avril 1964, Mém. I.F.A.N., n° 77 : 27-86, fig. 1-39. — Animal associations and parasitism. : 43-45.
- GOTTO, R. V., 1969. — Marine Animals Partnerships and Other Associations. London, Engl. Univ. Press, 96 p., 34 figs.
- GUDGER, Eugene W., 1950. — Fishes that live as Inquiline (Lodgers) in Sponges. *Zoologica*, N. Y., **35** (Part 2, n° 7) : 121-126, fig. 1-2.
- HERTWIG, Oscar, 1883. — Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Thierreich, Jena, iv + 50 p., 1 pl. coul.
- HIPEAU-JACQUOTTE, Régine, 1974. — Étude des crevettes Pontoninae (Palaemonidae) associées aux Mollusques Pinnidae à Tuléar (Madagascar). *Archs Zool. exp. gén.*, **115**, (fasc. B) : 359-386, 2 tabl.
- HOPKINS, Sewell H., 1957. — Interrelations of Organisms. B. Parasitism. In : Treatise on marine ecology and paleoecology. I, Ecology, Geol. Soc. America, Mem. 67 : 413-428.
- HUSSON, R., 1970. — Glossaire de biologie animale, Paris, 299 p.
- KNUDSEN, Jens W., 1967. — *Trapezia* and *Tetralia* (Decapoda, Brachyura, Xanthidae) as Obligatory Ectoparasites of Pocilloporid and Acroporid Corals. *Pacif. Sci.*, **21** : 51-57, 1 fig.
- LESNE, P., 1896. — Mœurs du *Limosina sacra* Meig. (famille Muscidae, tribu Borborinae). Phénomènes de transport mutuel chez les Animaux articulés. Origine du parasitisme chez les Insectes Diptères. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **45** : 162-165.
- LONG, Edward R., 1968. — The Associates of Four Species of Marine Sponges of Oregon and Washington. *Pacif. Sci.*, **22** (3) : 347-351.
- MACGINITIE, G. E., & Nettie MACGINITIE, 1949. — Natural History of Marine Animals, McGraw Hill, xii + 473 p., 282 fig.
- MARSDEN, Joan R., 1962. — A Coral-eating Polychaete. *Nature*, **193** (4815) : 598.
- MARSHALL, S. M., & A. P. ORR, 1960. — Feeding and nutrition. In : Talbot H. Waterman, éd., The Physiology of Crustacea. Acad. Press, I : 227-258, 2 fig.
- MONOD, Théodore, 1931. — Une association biologique multiple. *Terre Vie*, n. s., n° 11 : 690-693, 4 fig.
- 1933. — Hôtes et supports chez les Cirripèdes Thoraciques. In : J. CIUREA, Théodore MONOD et G. DINULESCO, Présence d'un Cirripède Operculé sur un Poisson dulcaquicole européen. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, n° 615, (32 p., 5 fig.) : 7-75, fig. 5.
- NOBLE, Elmer R., & Glen A. NOBLE, 1964. — Parasitology. The Biology of Animal Parasites. 2nd ed., London, 724 p., 381 fig., 4 pl. coul.
- ORTON, J. H., 1920. — The mode of Feeding and Sex-Phenomena in the Pea-Crab (*Pinnotheres pismus*). *Nature*, **106** : 533-534.
- PATTON, Wendell K., 1966. — Decapod Crustacea commensal with Queensland branching corals. *Crustaceana*, **10** (3) : 271-295, fig. 1-3, tabl. I-II.
- 1967. — Commensal Crustacea. Proc. Symp. Crustacea, 1965, Mar. biol. Assoc. India, Part 3 : 1228-1244.
- 1974. — Community structure among the animals inhabiting the coral *Pocillopora damicornis* at Heron Island, Australia. In : W. B. Vernberg, Ed., Symbiosis in the Sea, Belle W. Baruch Library in Marine Science, II : 219-243, fig. 1-2, tabl. 1-4.
- PEARSE, A. S., 1932. — Inhabitants of certain sponges at Dry Tortugas. *Pap. Tortugas Lab.*, **28** (VII), 1934 [1932] : 117-124, 1 fig., pl. 1-2.

- 1938. — Parasite. *J. Elisha Mitchell scient. Soc.*, **54** (2): 195.
- 1950. — Notes on the inhabitants of certain sponges at Bimini. *Ecology*, **31** (1) : 149-151
- PÉRÈS, J.-M., 1961. — Océanographie biologique et biologie marine. I. La vie benthique. Paris. VIII + 541 p., 35 fig.
- ROBERTSON, Robert, 1970. — Review of the Predators and Parasites of Stony Corals, with Special Reference to Symbiotic Prosobranch Gastropods. *Pacif. Sci.*, **24** (1) : 43-54.
- ROSS, Arnold, & William NEWMAN, 1969. — A Coral-Eating Barnacle. *Pacif. Sci.*, **23** (2) : 252-256, fig. 1 (A-D) — 2 (A-F).
- SILAS, E. G. & K. ALAGARSSWAMI, 1967. — On an instance of parasitisation by the peacrab (*Pinnotheres* sp.) on the back water clam (*Meretrix casta* (Chemnitz) from India, with a review of the work on the systematics, ecology, biology and ethology of pea-crabs of the genus *Pinnotheres* Latreille. Proc. Symp. Crustacea 1965, Mar. biol. Assoc. India, Part 3 : 1161-1227, fig. 1-4.
- TYLER, James C., & James E. BÖHLKE, 1972. — Records of sponge-dwelling fishes, primarily of the Caribbean. *Bull. mar. Sci. Gulf Caribb.*, **22** (3) : 601-642, fig. 1-2.
- YONGE, C. M., 1930. — A year on the Great Barrier Reef. The story of corals and of the greatest of their creations. London-New York, Putnam, xx + 205 p., 10 diagr., LXIX pls, 6 cartes (A-F).
- 1957. — Interrelations of Organisms. C. Symbiosis. *In* : Treatise on marine ecology and paleoecology, I, Ecology. Geol. Soc. America, Mem. 67 : 429-442, fig. 1-6.
- 1963. — The Biology of Coral Reefs. *In* : Adv. mar. Biol., I : 209-260, fig. 1-17.

Manuscrit déposé le 22 septembre 1975.

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n° 391, juillet-août 1976,
Zoologie 273 : 833-843.*

Achévé d'imprimer le 30 décembre 1976.